

Sedimentární částice jsou v těchto případech ovlivňovány biochemicky; tyto změny se

často projevují barevným kontrastem mezi stopami a okolním sedimentem (Frey 1971).

4.3.4. Stopy činnosti vrtavých organismů (borings)

Vrtby (borings) se uplatňují všude na pevných substrátech, kterými mohou být nejčastěji skalnatá pobřeží a dna, dále hrubozrnné plážové horniny, zpevněná vápencová dna (hard-groundy), útesy, velké klastické částice, konkrece, kosti, lastury, dřevo (Bromley 1970, Warme 1975, Frey a Pemberton 1984 aj.). Vrtání je zpravidla hlavní složkou destrukce těchto substrátů. Nejrozmanitější společenstva vrteb bývají na karbonátových substrátech. Převládají vrtby klionidních hub (ichnorod *Entobia*) a

mlžů (*Gastrochaenolites*); uplatňují se i ježovky, chitóni, červi. Většina vrteb byla zařazena do ichnologického systému Bromleyem a D'Alessandrovou (1983, 1984, 1987), Kellym a Bromleyem (1984). Systematika vrteb je vzhledem k mimořádné variabilitě a složitosti morfologie obtížným úkolem.

Podrobnější informaci o vrtavých strukturních viz v kapitole 5.4.2. (trypanitová ichnofacie).

5. Sedimentační prostředí a ichnologie

První aplikace ichnologie ve faciálních analýzách provedl Richter (1931), do praktického použití se tyto palichnologické metody dostaly při faciálním výzkumu zhruba v padesátých letech. Význam těchto aplikací obšírně uvádějí Osgood (1970), Reineck a Singh (1982).

Seilacher (1954) srovnával společenstva fosilních stop z alpinského flyše a molasy a o něco později analyzoval kambrické ichnocenózy ze Salt Range v Pákistánu a srovnal je s mnoha jinými asociacemi z jiných oblastí. Formuloval pak závěry, že flyšové a molasové facie lze rozlišovat na základě obsažených asociací fosilních stop. Použil přitom spekter jednotlivých

etologických skupin ichnofosilií (nikoliv relativní hojnosti stop). Ve spektrech se projevila zřejmá převaha pascichnií (a nedostatek cubichnií) ve flyšových sedimentech a převaha fodinichnií a cubichnií (při podřízeném zastoupení pascichnií) v sedimentech molasových.

Od dob Seilacherových výzkumů jsou jím postulované závěry používány jako závažný indikátor při studiu facií. Seilacher (1958) a po něm celá řada dalších autorů se zabývali konstrukcí stále dokonalejších modelů znázorňujících distribuci ichnofosilií a ichnospolečenstev v mořském prostředí. Výsledky jsou shrnuty v následujících statích.

5.1. Parametry prostředí, změny prostředí, environmentální gradienty

V přírodě je všeobecně rozšířena zonalita prostředí. Příkladem dobře známým z terestrického prostředí střední Evropy jsou např. vegetační pásma ve velehorách. Kvalitu prostředí většinou silně ovlivňují lokální faktory (expozice vůči proudění, světovým stranám, sklon svahu, chemické vlivy, potravní podmínky). Existují však i jiné faktory (parametry) prostředí: hloubka, resp. nadmořská výška, teplota, salinita atd., které mají tendenci měnit se v prostoru a čase podle určitých systémů daleko většího měřítka, než je běžné u lokálních faktorů. Tyto systémy změn odpovídají pojmu regionálních gradientů prostředí (Frey a Pem-

berton 1984).

Důsledkem popsaných skutečností je posloupnost litofacií a biofacií v horninovém vrstevním sledu. Výše popsané principy platí i pro způsoby chování benthických organismů (Seilacher 1958). V horninovém záznamu se tedy setkáváme s posloupností ichnofacií. V současné ichnologické literatuře je dokumentováno mnoho příkladů sukcese ichnofacií od březní linie do hlubokomořského prostředí. Podobně i různá pevninská prostředí jsou pravděpodobně nositeli zonality ichnofacií, byla však po ichnologické stránce dosud méně studována (Frey a Pemberton 1984 aj.).

5.2. Rekurentní (častěji se opakující) ichnofacie

Vzhledem k selekčnímu tlaku okolního prostředí mají určitá společenstva stop tendenci vyskytovat se ve specifických pozicích (viz obr. 8, 9). Tato společenstva mají navíc tendenci opakovat se jak geograficky, tak v geologickém čase, kdykoliv se objeví vhodné podmínky pro jejich rozvoj. Při ekvivalentních klimatických, hydrografických a sedimentologických režimech budou proto vznikat podobné ichnofacie (a lito-facie); to platí pro minulá období i pro recent (Frey a Pemberton 1984 aj.).

Nejčastěji se vyskytující, opakující se (rekurentní) ichnofacie obdržely formální jména, založená na jménech ichnorodů, jejichž výskyt je v dané ichnofacii charakteristický. Tak např. skolitová ichnofacie je charakteristická převážnou vertikálních obytných struktur; nejčastějším příkladem je ichnorod *Skolithos*. Výhodou ichnospolečenstev oproti společenstvům fosilií živočichů a rostlin je, že stopy obvykle nejsou předmětem mísení, přemísťování, třídění nebo stratigrafického "prosakování". Proto ichnofosilie věrněji reprezentují původní podmínky prostředí (Frey a Pemberton 1984).

Základní charakteristické rysy aktivity benthických organismů se stabilizovaly už ve svrchním proterozoiku až raném fanerozoiku a dodnes se relativně málo změnily (viz kap. 4.1.). Rekurentní ichnofacie mají proto v zásadě stejný význam pro poznání prostředí vzniku v mimořádně dlouhém úseku geologického času. V detailnějším měřítku jsou však mezi jinak shodnými, resp. ekvivalentními ichnofaciemi patrné rozdíly, které vyplývají z globálních změn prostředí a chování organismů v geologickém čase. Většina z těchto rozdílů má některou ze dvou příčin:

- 1) objevení se nebo vymizení (vymírání) určitých způsobů chování (činnosti),
- 2) rozšiřování určitých způsobů chování (činnosti) nebo jejich šíření do těch prostředí, kde se dříve neuplatňovaly (Frey a Pemberton 1984). Samotné evoluční změny ve složení fauny mají jen nepřímý vliv, protože vývoj aktivity (jednotlivých životních činností) není totožný s evolucí organismů

(více méně výjimkou jsou v tomto případě obratlovci – viz kap. 4.1.4.).

Příkladem první kategorie jsou např. ichnorody *Ophiomorpha* a *Cruziana*. *Ophiomorpha* se poprvé vyskytuje v permu, její vertikální doupata tedy nejsou složkou dřívějších skolitových ichnofacií, pro které je později charakteristická. Mořské formy ichnorodu *Cruziana* koncem permu mizejí; příčinou je vymírání původců, tj. trilobitů (vyskytují se však morfologicky podobné stopy jiných původců). Nicméně přítomnost či nepřítomnost jednotlivých ichnorodů nebo výskyt specializovaných forem nemění základní pojetí příslušných ichnofacií. Důležitý je charakter celého společenstva.

Rozšiřování určitých charakteristických rysů chování lze doložit např. kolonizací mořského dna původně mělkovodními původci ichnofosilií. V nejstarším paleozoiku jsou hlubokomořské stopy poměrně vzácné (Pickerill 1980, Frey a Seilacher 1980). Některé stopy, v současnosti reprezentující hlubokomořské prostředí (*Paleodictyon*, *Squamodictyon*), jsou v kambriu známé z mělkovodních usazenin (Crimes a Anderson 1984). Rozsáhlá kolonizace hlubokého moře probíhala ve starším paleozoiku a během křídy (Frey a Pemberton 1984). Studie Bottjera, Droserové a Jablonského (1988) dokládá šíření ichnorodů *Zoophycos* a *Ophiomorpha* do větších hloubek v největší míře právě během křídového útvaru.

Uvedené změny ichnospolečenstev v geologickém čase však nejsou natolik významné, aby snižovaly platnost základních ichnofaciálních pojmů. Jednotlivé rekurentní ichnofacie proto mohou být zachyceny ve zobecnělé, modelové podobě, přičemž nejsou vyloučeny ani přechody z jedné ichnofacie do druhé ("směsi" ichnofacií v okolí jejich hranic).

Zdrojem odlišností ichnologického záznamu může být i začátek biologicky řízeného děje, jako např. konkurence mezi organismy nebo požírání jednoho organismu druhým (Miller a Johnson 1981). Tyto případy je však velmi obtížné rozeznat a správně vysvětlit (Frey a Pemberton 1984).

5.3. Batymetrický význam ichnospolečenstev

Vztah ichnofacií a paleobatymetrie je jednou z nejvýznamnějších a také nejčastěji mylně vykládaných otázek současné ichnologie (Frey, Pemberton a Saunders 1990). Mořské ichnofacie a různé konstrukce jejich sukcesí nemohou

samy o sobě sloužit jako hloubkoměr. Představa tohoto použití ichnofacií je však natolik lákavá, že mnozí autoři mají stále tendenci ichnofacie takto pojmout (např. Lockley et al. 1987). Současně další autoři upozorňují na případný

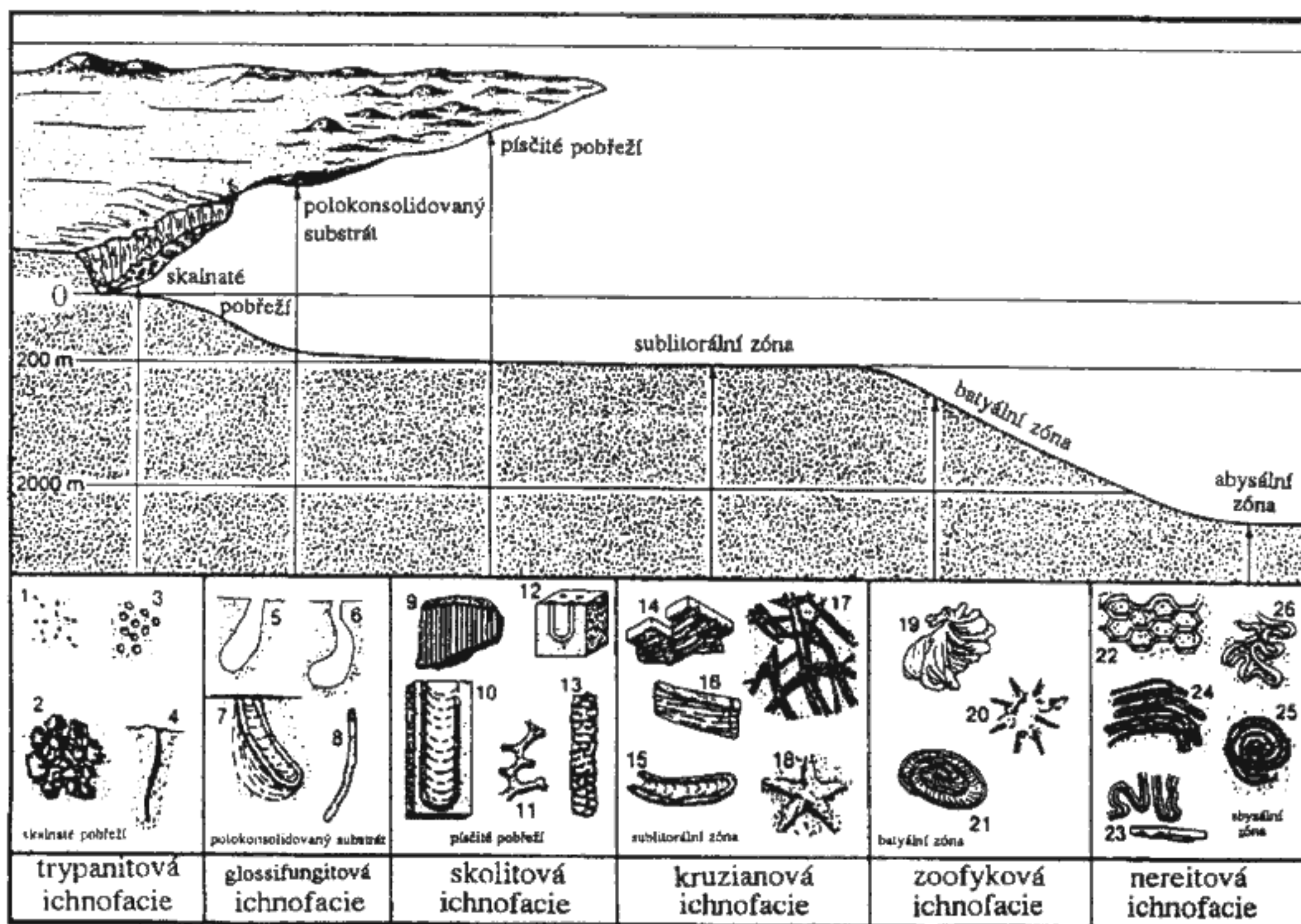
nesoulad schémat sukcese ichnofacií se skutečností, jako by šlo o nový poznatek (např. Ekdale 1988). Ve skutečnosti jsou problémy spojené s batymetrickým významem ichnofacií již dlouho známy (Häntzschel 1964, Osgood 1970).

Hloubka vody a vzdálenost od břehu samy o sobě mají malý přímý vliv. Hlavním činitelem ovlivňujícím ichnospolečenstva se zdá být hladina a stabilita či nestabilita fyzikální energie prostředí, která je pouze nepřímo ovlivněna hloubkou (Frey a Pemberton 1984, Frey, Pemberton a Saunders 1990). Idealizovaná batymetrická škála, vycházející ze Seilacherovy koncepce ichnofacií a mnohokrát publikovaná (např. Freyem a Pembertonem – viz obr. 8), je v mnoha případech užitečná a výstižná, často by však její dogmatické použití vedlo k nesprávným závěrům.

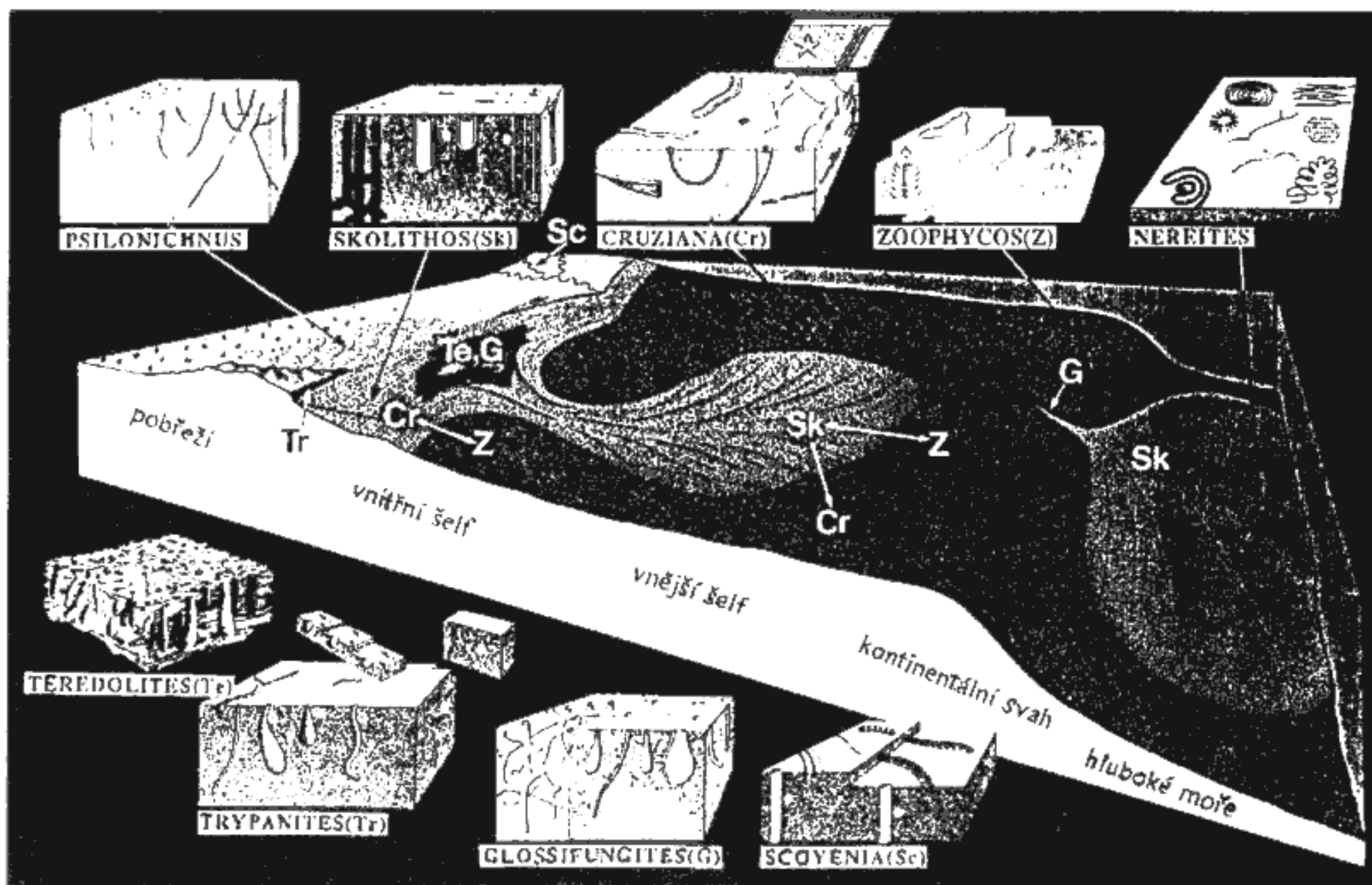
Realističtější schéma marinních ichnofacií, respektující skutečnost, že některé ichnofacie (nejčastěji skolitová) se mohou vyskytovat

v různých hloubkách, publikovali Frey, Pemberton a Saunders (1990), viz obr. 9. Do tohoto schématu jsou zahrnuty i méně rozšířené rekurentní ichnofacie (psilonichnová, teredolitová, glossifungitová).

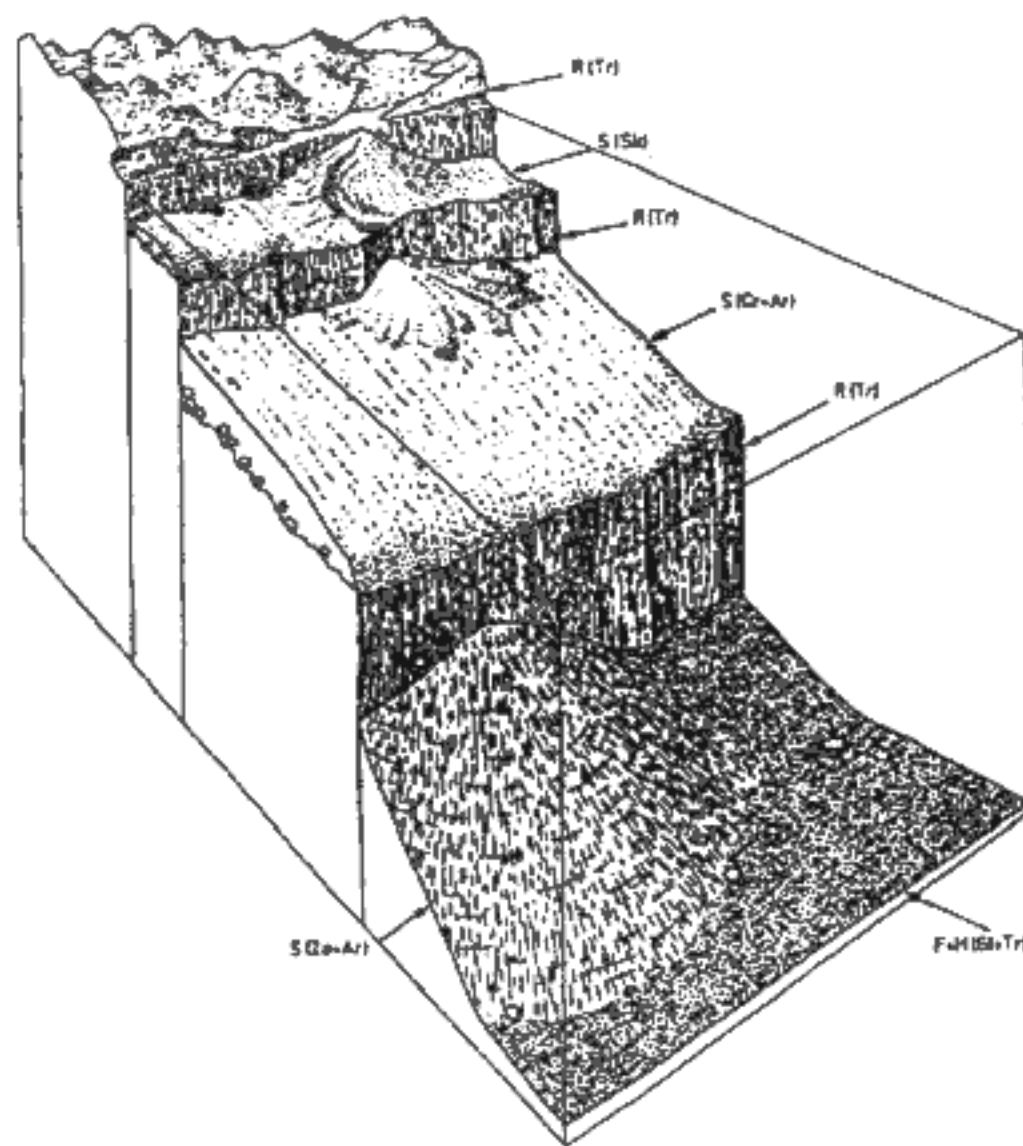
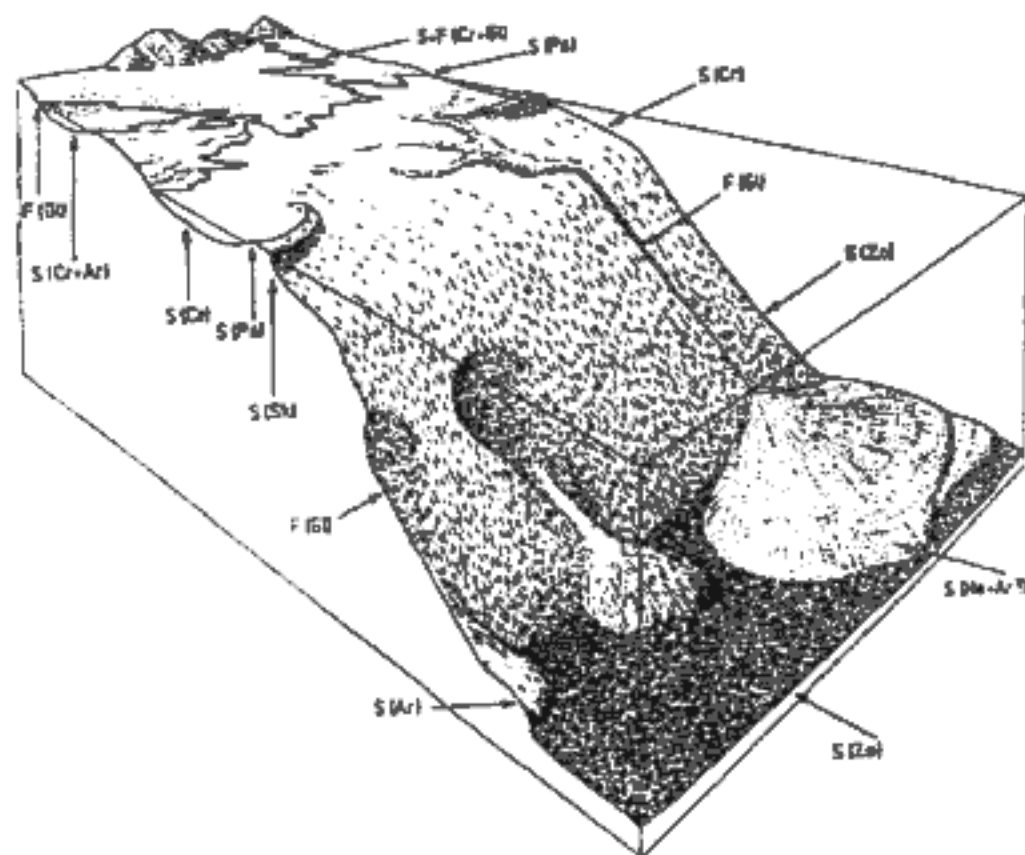
Ještě dále došli ve snaze odbourat vžitá dogmata Bromley a Asgaardová (1991, viz obr. 10). Tito autoři označují skoyeniovou ichnofacií za nedobře definovanou a navrhují název opustit. Při vzniku skolitové, kruzianové, zoofykové a nereitové ichnofacie zdůrazňují speciální tafonomické příčiny, které se uplatňují na úkor ekologických podmínek. Dále stanovují novou ichnofacií, a to arenikolitovou. Podle našeho názoru je práce Bromleye a Asgaardové (1991) nesporným přínosem (především stanovení arenikolitové ichnofacie), autoři však přeceňují tafonomické vlivy při vzniku ichnofacií a příliš komplikují schéma posloupnosti ichnofacií vnášením ojedinělých nebo spekulativních situací (obráz. 10).



Obr. 8. Čatěji vyvinuté (rekurentní) mořské ichnofacie uspořádané v "klasické" posloupnosti. Ichnofosilie: 1) *Caulostrepsis*, 2) *Entobia*, 3) *Circolites*, 4) *Trypanites*, 5,6) – *Gastrochaenolites*, 7) *Diplocraterion*, 8) *Pylonichnus*, 9) *Skolithos*, 10) *Diplocraterion*, 11) *Thalassinoides*, 12) *Arenicolites*, 13) *Ophiomorpha*, 14) *Phycodes*, 15) *Rhizocorallium*, 16) *Teichichnus*, 17) *Crossopodia*, 18) *Asteriacites*, 19) *Zoophycos*, 20) *Lorenzina*, 21) *Zoophycos*, 22) *Paleodictyon*, 23) *Taphrhelminthopsis*, 24) *Helminthoida*, 25) *Spirorhaphe*, 26) *Cosmorhaphe*. (Frey a Pemberton 1984 podle Crimese 1975 a Freye a Seilachera 1980).



Obr. 9. Schematické znázornění sledu rekurentních ichnofacií, zdůrazňující vliv fyzikální energie a pouze nepřímý vztah k batymetrii. Podle Freye, Pembertona a Saunderse (1990).



Obr. 10. Schéma pasivního (vlevo) a aktivního (vpravo) kontinentálního okraje s předpokládanými výskyty ichnofacií. S – softground (měkký substrát); F – firmground (částečně zpevněný substrát); H – hardground (pevný substrát); R – rockground (skalní substrát), Gl – glossifungitová ichnofacie, Tr – trypanitová ichnofacie, Ps – psilonichnová ichnofacie, Sk – skolitová ichnofacie, Ar – arenikolitová ichnofacie, Cr – kruzianová ichnofacie, Zo – zoofyková ichnofacie, Ne – nereitová ichnofacie. Podle Bromleye a Asgaardové (1991).

5.4. Ichnofaciální modely

V následující stati je rozlišeno deset rekurentních ichnofacií. Devět je ve shodě s prací Freye, Pemberton a Saunderson (1990), desátá je arenikolitová ichnofacie definovaná Bromleyem a Asgaardovou (1991). Z těchto deseti ichnofacií je pouze jedna nemořská (a to facie skoyeniová, označovaná navíc za spornou),

5.4.1. Skoyeniová ichnofacie

Původně byl pojem této ichnofacie vyhrazen pro asociace ichnofosilií v kontinentálních "červených vrstvách" (red beds) a podobných usazeninách (Seilacher 1967). Průběžně, díky nevhodnému a nepřesnému užívání tohoto názvu, pojem degradoval do podoby označení jakéhokoliv nemořského prostředí. Jak už bylo výše řečeno, část problému spočívá v nedostatečném ichnologickém výzkumu různých nemořských prostředí. Dalším důvodem je, že "red beds" se postupně ukázaly být komplikovanějším problémem, než se původně očekávalo (Frey a Pemberton 1984). Jak ichnofacie samotná, tak její význam pro poznání prostředí proto zůstávaly nedobře známé (Seilacher 1978).

Novější, upřesněné pojetí skoyeniové ichnofacie bylo publikováno Freyem, Pembertonem a Fagerstromem (1984), viz obr. 11. Dobře dokumentované výskyty ichnofosilií *Scoyenia gracilis*, *Ancorichnus coronus* a jejich etologických ekvivalentů od permu do holocénu poukazují na to, že tyto ichnofosilie mají význam pro určení prostředí sedimentace. Zpravidla svědčí pro pobřežní zóny periodických jezer a pomalých toků (Frey et al. 1984).

Detailnější interpretace naznačují, že původci stop skoyeniové ichnofacie využívali subaerické usazeniny zaplavované přívalovými vodami a mělce ponořené substráty vystavované perioicky subaerické expozici. Mezi sdružené fyzikální sedimentární textury náleží bahenní praskliny, planární a čeřinové laminy, proudové stopy, šterkové valy rozvětvených (divočících) toků a výplně malých toků údolních niv (Frey et al. 1984).

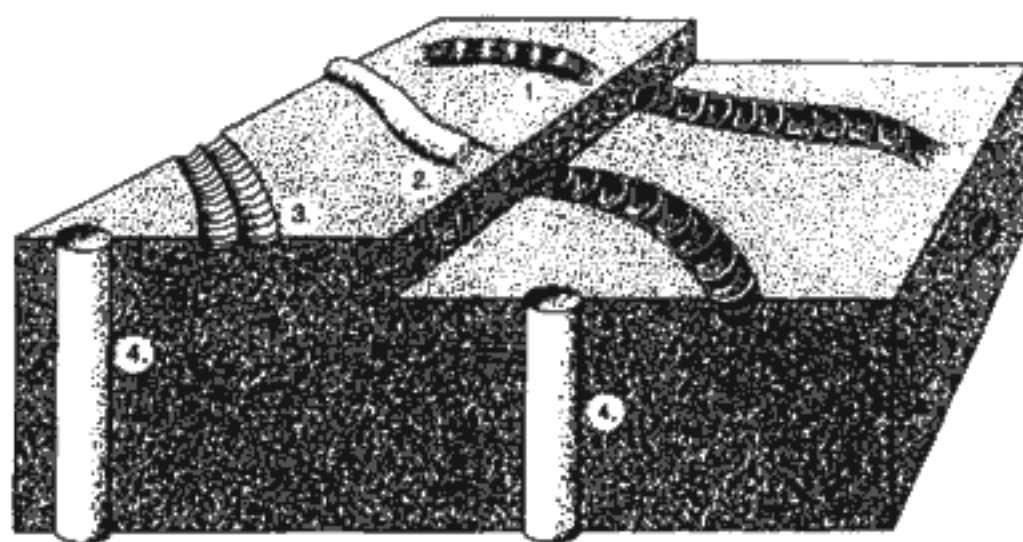
Podle Freye et al. (1984) je nadále žádoucí označovat názvem skoyeniové asociace pouze společenstva, ve kterých převládají ichnofosilie *Scoyenia gracilis*, *Ancorichnus coronus* nebo jejich etologické ekvivalenty. Takto redefinovaná skoyeniová ichnofacie sestává z relativně drobných stop bezobratlých; diversita společenstva

arenikolitová ichnofacie může být mořská i nemořská. Tato nerovnováha je však především obrazem relativní proporce mezi výzkumem mořských a nemořských prostředí; může se ukázat, že nonmarinní ichnofacie jsou stejně pestré jako mořské (Frey a Pemberton 1984).

je nízká. Původci jsou převážně členovci. Asociace sestává především z měsíčkovitě vyplněných potravních struktur se zřetelnými stěnami a v menší míře ze stop po lezení a z vertikálních obytných struktur. V době vymoření sedimentu mohly vznikat i hojné a rozmanité stopy obratlovců (Frey et al. 1984). Výskyty takto definované skoyeniové ichnofacie jsou známy od permu do recentu; nelze však vyloučit, že se mohla objevit ještě před permem (Frey a Pemberton 1984).

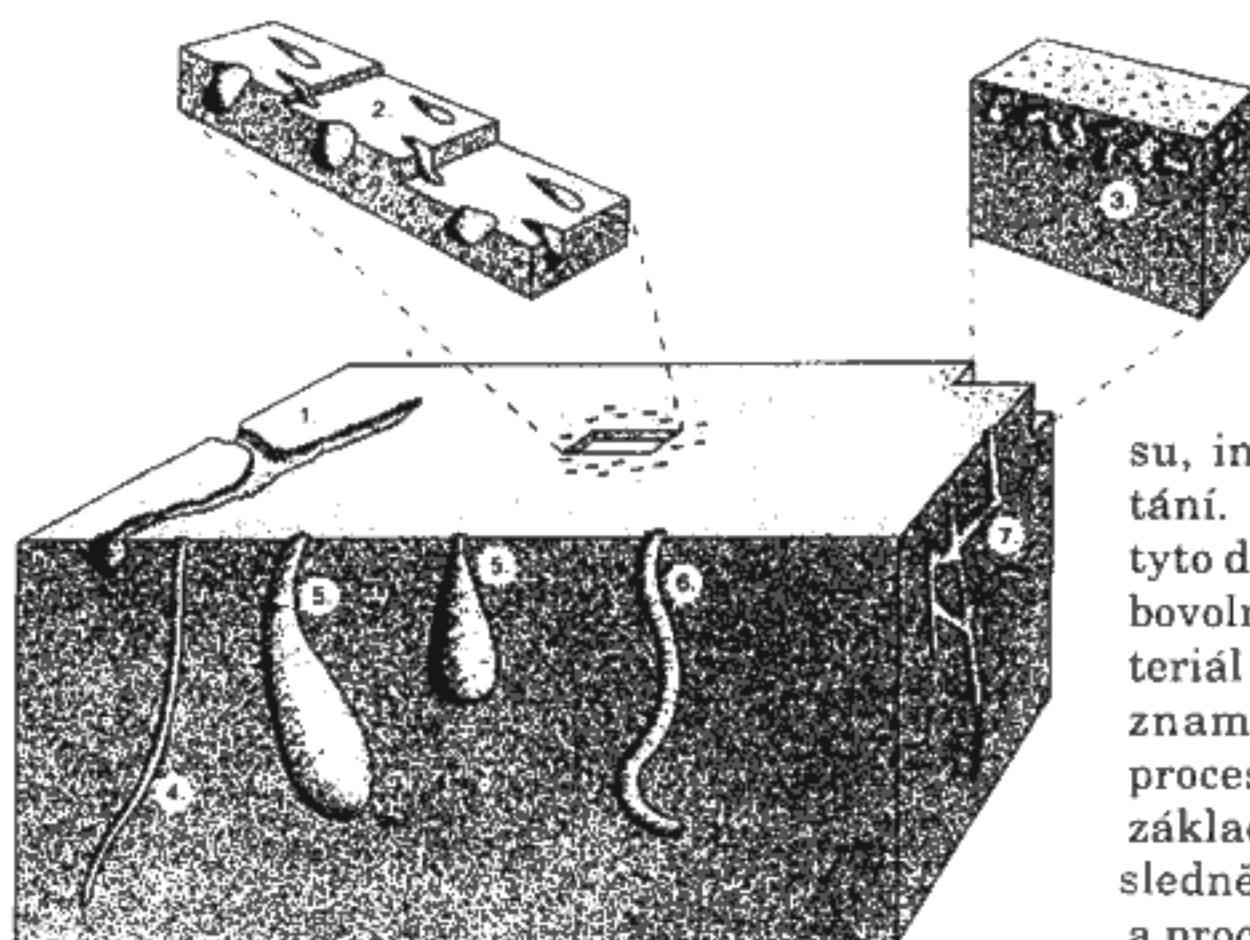
Bromley a Asgaardová (1991) pokládají skoyeniovou ichnofaci i v této podobě za špatně definovanou. Sladkovodní ichnospolečenstva, popsaná těmito autory z grónského triasu (Bromley – Asgaardová 1979) obsahují některé ichnofosilie, pokládané za typicky mořské (*Rusophycus*, *Cruziana*) a autoři se proto nerozpakují přiřadit tato ichnospolečenstva k rekurentním ichnofaciím, jinak pokládaným výhradně za mořské (viz obr. 10, kde jsou do jezerního a říčního prostředí zaneseny výskyty kruzianové, glossifungitové a arenikolitové ichnofacie).

Výzkum nemořských ichnofosilií a ichnospolečenstev je tedy aktuálním problémem.



Obr. 11. Schematické znázornění společenstva fosilních stop charakteristických pro skoyeniovou ichnofaci. 1. *Scoyenia*, 2. *Ancorichnus*, 3. *Cruziana*, 4. *Skolithos*. Podle Freye a Pemberton (1984).

5.4.2. Trypanitová ichnofacie



Obr. 12. Společenstvo fosilních stop charakteristické pro trypanitovou ichnofacii. 1. žlábký vytvořené ježovkami; 2. *Rogerella*; 3. *Entobia*; 4. *Trypanites*; 5. *Gastrochaenolites*; 6. *Trypanites*; 7. vrtby polychétních červů. Podle Freye a Pemberton (1984).

Nejčastějšími substráty trypanitové ichnofacie jsou skalnatá pobřeží, hrubozrnné plážové horniny tmelené kalcitem nebo aragonitem (beachrocks), útesy, zpevněná vápencová dna (hardgroundy) a jiné typy diskontinuitních nebo diskordantních povrchů. Útesy, plážové krusty a hardgroundy jsou obvykle složeny z uhličitanu vápenatého, ostatní typy povrchů však mohou být prakticky libovolné litologie včetně vyvřelin a metamorfik (Bromley 1970, Warme 1975, Warme a McHuron 1978). Diversita stop je ovšem největší v sedimentárních horninách a na útesech. S vrtavými stopami se lze setkat i v intraformačních slepencích, na dnech pokrytých většími klastickými částicemi a v konkrétech rostoucích na mořském dně, dále na kostech či ve schránkách (Bromley et al. 1984).

Relativní tvrdost vyjmenovaných substrátů je značně variabilní a tomu odpovídá i individuální přizpůsobení původců. Nejstarší vrtavé organismy byly zjištěny v kambrických sedimentech (Kobluk et al. 1978). Postpaleozoické vrtání je daleko hojnější a rozmanitější než paleozoické (Warme a McHuron 1978).

Vzhledem k rozmanitosti substrátů a různým fyzikálním a chemickým mechanismům vrtání používaným organismy lze v rámci trypanitové ichnofacie rozpoznat několik odlišných asociací stop. Prvním společným jmenovatelem ichnofacie je však bioeroze. Zde vystupují organismy velmi zřetelně jako destruktivní geologický činitel (Frey a Pemberton 1984).

Tvorba útesů probíhá obvykle jako víceméně periodické opakování pěti základních procesů (Schroeder a Zankl 1974): růst kostry úte-

su, inkrustace, sedimentace, cementace a vrtání. Jakmile vznikne tvrdý substrát, mohou tyto děje probíhat prakticky současně nebo v libovolném pořadí. Obvykle se však klastický materiál uvolňovaný vrtavou činností živočichů významně podílí na místním sedimentačním procesu, posléze je cementován a tím poskytuje základ pro růst útesu a jeho rozšíření. To následně rozšiřuje i možnosti vrtavých organismů a proces se opakuje (Warme 1977). Podobné vývojové stupně lze sledovat i v geologické historii skalnatých pobřeží, diskordancí, hardgroundů (rychle zpevněných vápencových den) a v dalších případech diskontinuity nebo vytracené sedimentace (např. Frey a Pemberton 1984).

V řadě případů lze pozorovat asociaci vzniklou před přerušением sedimentace, asociaci vzniklou během přerušení a asociaci vzniklou po obnovení sedimentace. Tyto asociace jsou závislé na místních souslednostech usazování a zpevňování. Překrývání asociací vede ke vzniku reliktních a palimpsestních struktur ("prorostlé", "naložené" struktury) a ty je třeba dešifrovat pomocí vztahu křížení jednotlivých ichnofosilií (Frey a Pemberton 1984).

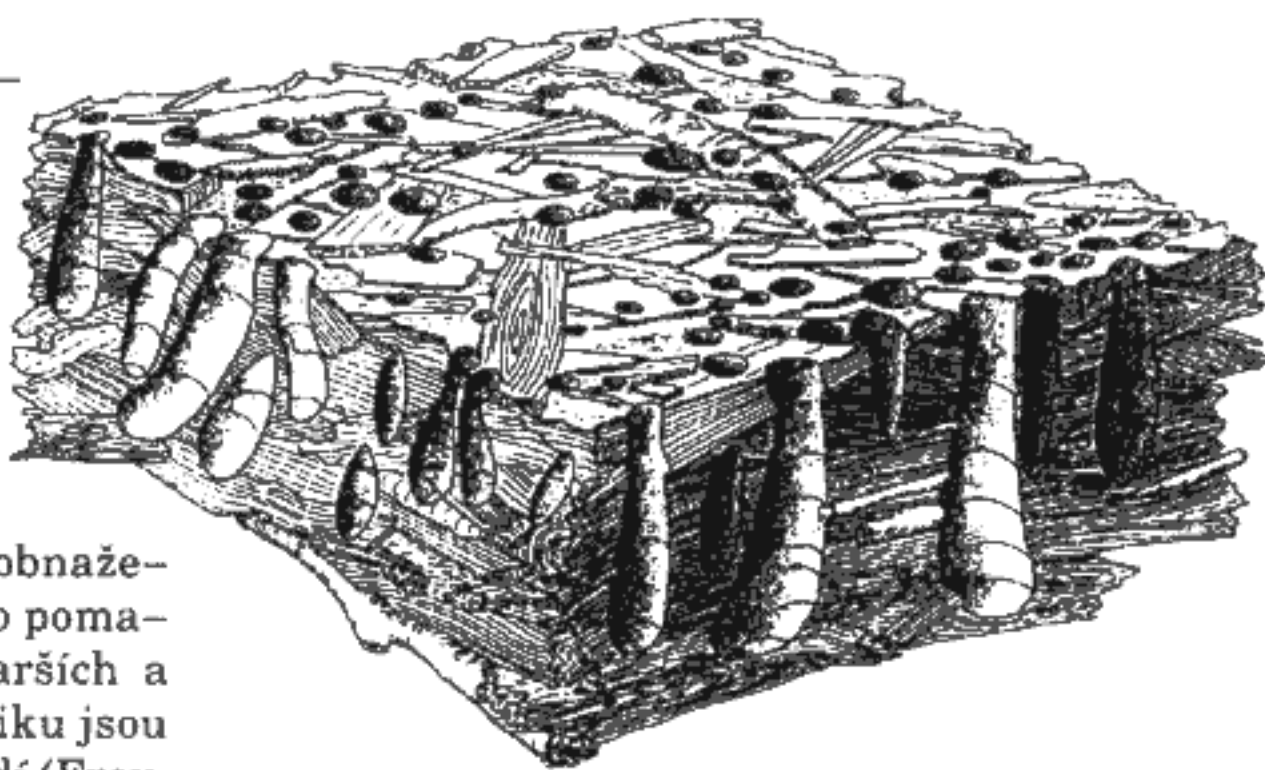
Na vyvřelinách, krystalických a jim podobných horninách se společenstvo trypanitové ichnofacie omezuje často pouze na ichnorod *Trypanites*. Společenstva karbonátových substrátů bývají mnohem bohatší. Většina stop v těchto společenstvech jsou obytné struktury vytvořené požírači suspenze nebo pasivními přisedlými masožravci. Jako celek jde o značně různorodou skupinu morfologicky i taxonomicky (Warme 1975); jako nejdůležitější původce však lze jmenovat vrtavé houby vytvářející ichnorod *Entobia*, gastrochaenidní mlže a polychétní červy (viz obr. 12). Lokálně mají význam i stopy pastvy přílipek a chitónů, stopy ježovek a specializovaných ryb, které vyžirají polypy a jiné organismy (Frey a Pemberton 1984). "Vrtby" mikroskopického měřítka vytvářejí některé bakterie a mikroskopické houby při konzumaci organických zbytků v karbonátových skeletech (Golubic et al. 1975).

5.4.3. Teredolitová ichnofacie

Název teredolitová ichnofacie zavedli Bromley et al. (1984). Jedná se o relativně vzácné případy tzv. woodgroundů, tj. dŕn tvořených "dlažbou" z naplavených dřev, konsolidovanou rašelinou nebo podobnými xylitickými substráty. Tyto substráty se v horninovém záznamu objevují zpravidla jako lignit nebo uhlí.

Woodgroundy mohou vzniknout obnažením starších lignických sedimentů nebo pomalým usazováním dřev a rašeliny v marších a bažinách. Nejčastějším prostředím vzniku jsou delty, estuarie a různá zábřežní prostředí (Frey, Pemberton a Saunders 1990).

Společenstvo ichnofosilií teredolitové ichnofacie sestává převážně z doupat vrtavých mlžů (obr. 13, ichnorod *Teredolites* – viz Bromley et al. 1984, Kelly a Bromley 1984). Tato doupatata se morfologicky podstatně odlišují od doupat vrtavých mlžů v litických substrátech



Obr. 13. Substrát teredolitové ichnofacie s vrtbami ichnorodu *Teredolites*. Podle Bromleye, Pembertona a Rahmaniho (1984).

trypanitové ichnofacie. S woodgroundy je možno se setkat i nemořském prostředí, kde jsou původci vrteb převážně isopodi (Frey, Pemberton a Saunders 1990).

5.4.4. Glossifungitová ichnofacie

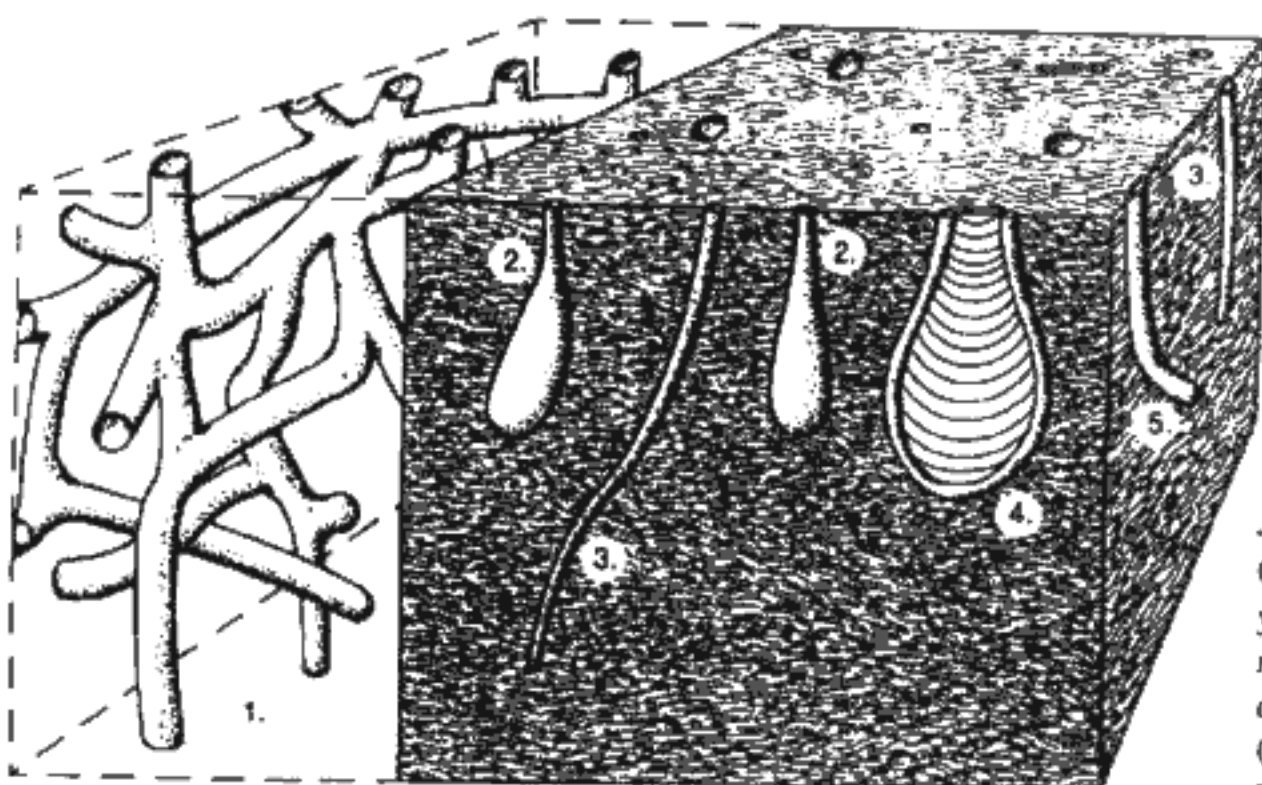
Glossifungitová ichnofacie reprezentuje tuhé, ale nelitifikované substráty, tedy usazeniny stabilní v podmínkách mírné fyzikální energie (mírného pohybu vody), kde vlastnosti substrátu zajišťují odolnost vůči vlnění a proudění. Takovými usazeninami jsou obvykle odvodněná hroudovitá bahna (Pemberton a Frey 1984b) nebo neúplně tmelené karbonáty (Bromley 1975).

Odvodňování nekarbonátových bahen, umožňující vznik tuhých substrátů, vzniká nejčastěji během vynoření, proto se tyto substráty vyskytují nejčastěji v intertidální nebo supra-

tidální zóně. Odvodnění může vzniknout také při hlubokém pohřbení sedimentu, ale takovéto substráty jsou nepřístupné pro původce stop, pokud by nebyly později obnaženy erozí. K takovému obnažení může dojít nejspíše opět v mělkých vodách vzhledem k tomu, že je zde k dispozici dostatečná energie vlnění a proudění (Frey a Pemberton 1984). Příkladem jsou zálivy na pobřeží Georgie, kde na mnoha místech odkrývá eroze břehů stará slaná bahna marší, která byla dříve pohřbena pod březními písky (Pemberton a Frey 1984b).

Vysoušení může způsobovat vznik bahenních prasklin, synerézních struktur nebo široké škály blokového praskání, které může mít vliv na rozmístění doupat (Schroeder 1982). Rozmístění a tvar doupat mohou naopak ovlivnit způsob trhání horniny při vysoušení (Pemberton a Frey 1984b).

Polokonsolidované substráty jsou vzhledem ke specifickým podmínkám



Obr. 14. Společenstvo fosilních stop charakteristických pro glossifungitovou ichnofaci. 1. *Thalassinoides*; 2. *Glossifungites*; 3. *Trypanites*; 4. *Rhizocorallium*; 5. *Pylonichnus*. Podle Freye a Pembertona (1984).

vzniku poměrně vzácné. V současné době je glossifungitová ichnofacie známa z mezozoika, terciéru a recentu. Lze však předpokládat, že vrtání glossifungitového typu není geologicky mladší jev než vrtání trypanitové, které je známo už z kambria (Frey a Pemberton 1984).

Polokonsolidované sedimenty představují přechod mezi nekonsolidovanými usazeninami skolitové a kruzianové ichnofacie a pevnými substráty trypanitové ichnofacie (Frey a Pemberton 1984). Jsou proto obývány různorodým společenstvem organismů, z nichž část vytváří "hrabavé" stopy běžné v nezpevněných substrátech a zbývající část je blízka vrtavým organismům. Stanovit hranici mezi bioturbací a bioerozí je však v tomto případě krajně obtížné; pevnost substrátu a způsob aktivity organismů představují široké spektrum (Bromley 1975). Jedno z kritérií pro odlišení vrtání a "hrabání" je, zda organismus prohlodává jednotlivá zrna sedimentu, nebo zda je odstraňuje či se jim vyhýbá. Toto kritérium je však obtížné použít v jílech nebo mikritech (ledaže by v nich byly přítomny schránky organismů nebo zrna zpevněných

hornin – viz Frey a Pemberton 1984).

Vrtavé stopy v glossifungitové ichnofacii (např. *Gastrochaenolites*) jsou přisuzovány převážně mlžům (Frey a Pemberton 1984). Někteří mlži jsou adaptováni výhradně k životu v polokonsolidovaných substrátech (jako recentní *Petricola pholadiformis* – viz Schäfer 1972). Živočichové obývající tyto substráty zpravidla vytvářejí trvalá, vertikální nebo strmě ukloněná obydlí. Vzhledem k soudržnosti sedimentů není třeba výztuže stěn; stěny jsou zřetelně viditelné a mohou být skulpturované. Soudržnost sedimentu dělá toto prostředí nepříznivým pro požírače substrátu, převládají proto filtrátoři. Pro doupata ve tvaru "U" je charakteristické, že jejich báze je často širší než ústí (vzhledem k růstu původce) (Frey a Pemberton 1984, viz obr. 14).

Podobně jako v případě trypanitové ichnofacie je většina glossifungitových substrátů palimpsestních (v polokonsolidovaných sedimentech mohly zůstat reliktů původních biogenních struktur, blíže viz Frey a Pemberton 1984).

5.4.5. Psilonichnová ichnofacie

Tuto ichnofacii odlišili Frey a Pemberton (1987) na základě recentních studií na severoamerickém pobřeží Atlantského oceánu. Psilonichnová facie je rozšířena v supralitorálu a svrchním litorálu. Substrátem jsou různě laminované nebo křížově zvrstvené písky, různého stupně vytrídění, někdy s jílovou příměsí. Kromě doupat bezobratlých přispívají k bioturbaci i kořenové systémy terestrické flóry. Průměrná fyzikální energie prostředí je spíše

nízká; kromě eolických procesů dochází periodicky k ovlivnění dešťovými přívaly a bouřkovými vlnami. Jedná se o poměrně rozšířený typ prostředí, zejména v zábřeží písčitých pláží. Typickou ichnofosilií jsou nepravidelně ukloněné, rozvětvené chodbičky ichnorodu *Psilonichnus* (viz obr. 9 nahoře); mohou se vyskytovat i stopy obratlovců. Psilonichnová ichnofacie tak představuje přechod mezi marinním a přímořským terestrickým prostředím.

5.4.6. Skolitová ichnofacie

Vznik skolitové ichnofacie je spojen se střední či vyšší hladinou energie vlnění a proudění. Substráty jsou zpravidla dobře vytríděné, nezpevněné, a proto neustále přemísťované písky. Časté jsou náhlé změny v režimu sedimentace, fyzikálního přepracování a eroze. Výše popsané podmínky se obvykle vyskytují v příbřeží a předbřežní části pláží, podmořských písčitých valů a písečných kos. Srovnatelnou fyzikální energií a substráty se však vyznačují četná další prostředí, mj. i hlubokomořské písečné vějíře (Frey, Pemberton a Saunders 1990).

Z mechanogenních sedimentárních textur se obvykle vyskytují jemné, paralelní až sub-

paralelní laminy, korytové křížové zvrstvení různých měřítek, čeřinové zvrstvení apod.

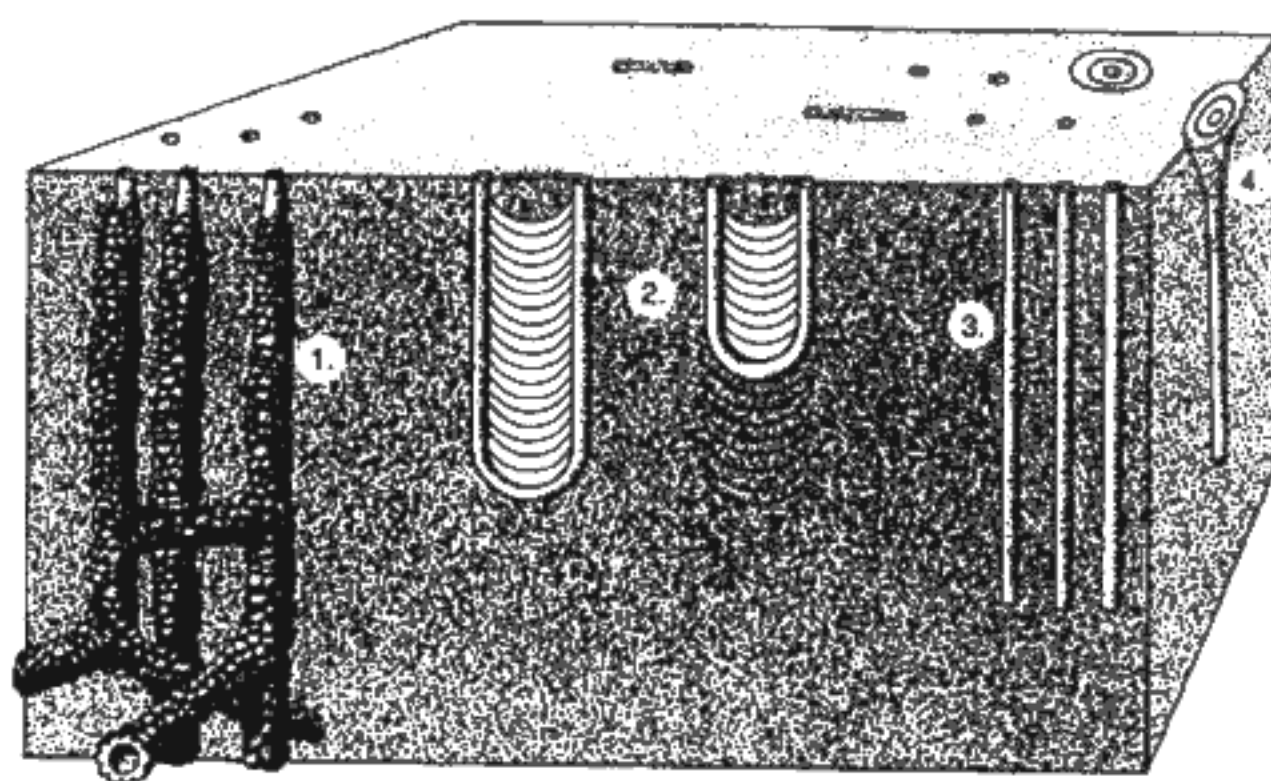
Fyzikální sedimentární textury obvykle převládají nad biogenními, ačkoliv existují i písčivce intenzívně provrtané vertikálními šachtami (např. Frey a Pemberton 1984).

Většina organismů skolitové ichnofacie jsou požírači suspenze (filtrátoři). Substrát slouží především jako médium, ve kterém je organismus zakotven. Organismy obvykle budují hluboká, většinou trvalá obydlí (domichnia). Vzhledem k sypkosti sedimentu mají obydlí často silné, zpevněné stěny, které mohou být složeny z hleny, z aglutinovaného písku nebo z chi-

tinózního materiálu. Většina jednoduchých, soliterních doupat je kolmá, složitější systémy sestávají převážně z vertikálních komponent (Frey a Pemberton 1984, viz obr. 15).

V intertidální zóně, která může svým charakterem spadat do skolitové ichnofacie, je hloubka bioturbace částečně ovlivňována rozsahem přílivu a odlivu a výškou vodní hladiny při odlivu. Během odlivu přežívají organismy v hlubších částech sedimentu, kde jsou chráněny před vysycháním a před šokem ze změny teploty a salinity (Frey 1971).

Hluboká bioturbace je též únikem před nestabilitou permanentně pohyblivého povrchu nezpevněného písku. Organismus se musí těmto změnám přizpůsobovat, a proto často konstruuje svrchní část doupat méně pevně než část spodní. Častým příkladem je ichnorod *Ophiomorpha*, viz obr. 15 (Frey a Pemberton 1984). V důsledku vymílání substrátu erozí může být mnoho stop zachováno v neúplné podobě. Jiná doupata (v případě rychlé sedimentace) mohou navazovat na únikové struktury. Střídavá eroze a usazování se mohou projevit střídavým vznikem protruzivních a retruzivních "spreitenstruktur" (Frey et al. 1978).



Kromě pláží jsou místy častého výskytu skolitové ichnofacie tidální plošiny, tidální delty, estuarinní jesepové valy. Na tidálních plošinách s vysokou hladinou energie vlnění a proudění je poněkud větší obsah jílu a větší intenzita bioturbace ve srovnání s plážovým prostředím, s jesepovými valy nebo tidálními deltami. Při poněkud nižší fyzikální energii prostředí se může vyskytnout mázdrité, zvlněné a čočkovité zvrstvení. Jílové součásti jsou obvykle biogenního původu (fekální pelety) a podobně jako písková zrna se přemísťují trakcí (Frey a Howard 1984). Existují i prostředí s tak extrémně sypkými substráty, že vylučují existenci většiny benthických organismů ("lavinové" svahy valů). Pokud jsou tyto substráty následně stabilizovány, jsou rychle kolonizovány; v takovém případě jsou všechny fyzikální textury starší než biogenní a vznikly v jiném energetickém režimu (Frey a Pemberton 1984).

Skolitová ichnofacie obvykle přechází směrem k pevnině do supratidálních nebo terestrických zón a opačným směrem do kruzianové ichnofacie. Hranice bývá méně ostrá směrem k pobřeží než směrem do moře. Při odpovídajícím složení substrátů může skolitová facie

sousedit s trypanitovou, teredolitovou a glossifungitovou ichnofacií. Běžná jsou smíšená skolito-kruzianová ichnospolečenstva, a to v recentu i v geologické minulosti (Frey a Pemberton 1984). Hlubokomořské výskyt skolitové ichnofacie (podmořské kaňony, hlubokomořské písčité vějíře) mohou sousedit s nereitovou ichnofacií (viz Frey, Pemberton a Saunders 1990).

Obr. 15. Společenstvo fosilních stop charakteristických pro skolitovou ichnofaci. 1. *Ophiomorpha*; 2. *Diplocraterion*; 3. *Skolithos*; 4. *Monocraterion*. Podle Freye a Pembertona (1984).

5.4.7. Kruzianová ichnofacie

Kruzianová ichnofacie je nejčastěji vyvinuta na špatně vytríděných, nezpevněných substrátech subtidální zóny. Podmínky fyzikální energie se pohybují od střední hladiny v mělkých vodách (nad bází bouřkového vlnění, ale pod bází normálního vlnění) k nízké hladině v hlubších klidnějších vodách. Sedimentární textury a způsoby zvrstvení jsou velmi rozmanité. Zastoupeny jsou tence zvrstvené, dobře

vytríděné aleurity a písky, dále prachovce a jílovce s polohami jílovitých nebo čistých písčivců a drob apod. Intenzivní bioturbací těchto vrstevnatých hornin mohou někdy vzniknout i extrémně špatně vytríděné, prakticky homogenní horniny. V mělkých vodách se může periodicky projevovat bouřkové rozmývání sedimentu (Howard a Frey 1984, Frey a Pemberton 1984, Pemberton a Frey 1984a).

Mechanogenní sedimentární textury kruzianové ichnofacie, pokud nebyly zcela modifikovány nebo zničeny bioturbací, jsou zastoupeny subparalelně, paralelně, čeřinově nebo korytově (megačeřinově) zvrstvenými písky a písčivci. Podmínky vzniku kruzianové ichnofacie a tedy i její výskyty jsou velmi rozšířené v recentu a byly časté i v geologické minulosti. Odpovídající prostředí je v estuariích, zálivech, lagunách, na otevřených kontinentálních šelfech a v pevninských mořích (viz obr. 8, 9, 10).

Benthické organismy kruzianové ichnofacie využívají jako potravní zdroj jak suspenzi (filtrátoři), tak sediment (požírači substrátu) (Purdy 1964). Lokálně může některá ze složek převládat. Kromě filtrátorů a požíračů sedimentu jsou zastoupeni i pohybliví dravci a "mrchožrouti" (scavengers). Snížená hladina fyzikální energie prostředí a stabilnější teplota a salinita umožňují stavět obytné struktury častěji horizontálně než vertikálně, ojediněle se však vyskytují i vertikální nebo strmě ukloněná doupata. Kromě obytných struktur (domichnií) jsou velmi hojné i stopy po lezení a po odpočinku (repichnia a cubichnia) (obr. 16). V některých paleozoických sedimentech tvoří posledně jmenované skupiny největší část ichnospolečenstva a "otiskují" detailně morfologii původce. Mohou proto mít i značný stratigrafický význam (ichnorody *Cruziana* a *Rusophycus* – viz Crimes 1975 aj.). Někdy je bioturbační přepracování tak intenzivní, že je jeho výsledkem vcelku homogenní bioturbační textura (ichnofabric) a jednotlivé ichnorody a ichnodruhy nelze rozlišit (např. Howard 1975).

Přepracování sedimentu bouřkovými vlnami může způsobit erozní seříznutí obytných struktur a vznik únikových stop, charakteristických spíše pro skolitovou ichnofaci. Zatímco v kruzianové ichnofaci mají takovýto charakter jen jednotlivé, zpravidla periodicky se opakující vrstvy, ve skolitové ichnofaci se "vysokoenergetické" biogenní struktury vyskytují souvisle v celé sekvenci (Frey a Pemberton 1984).

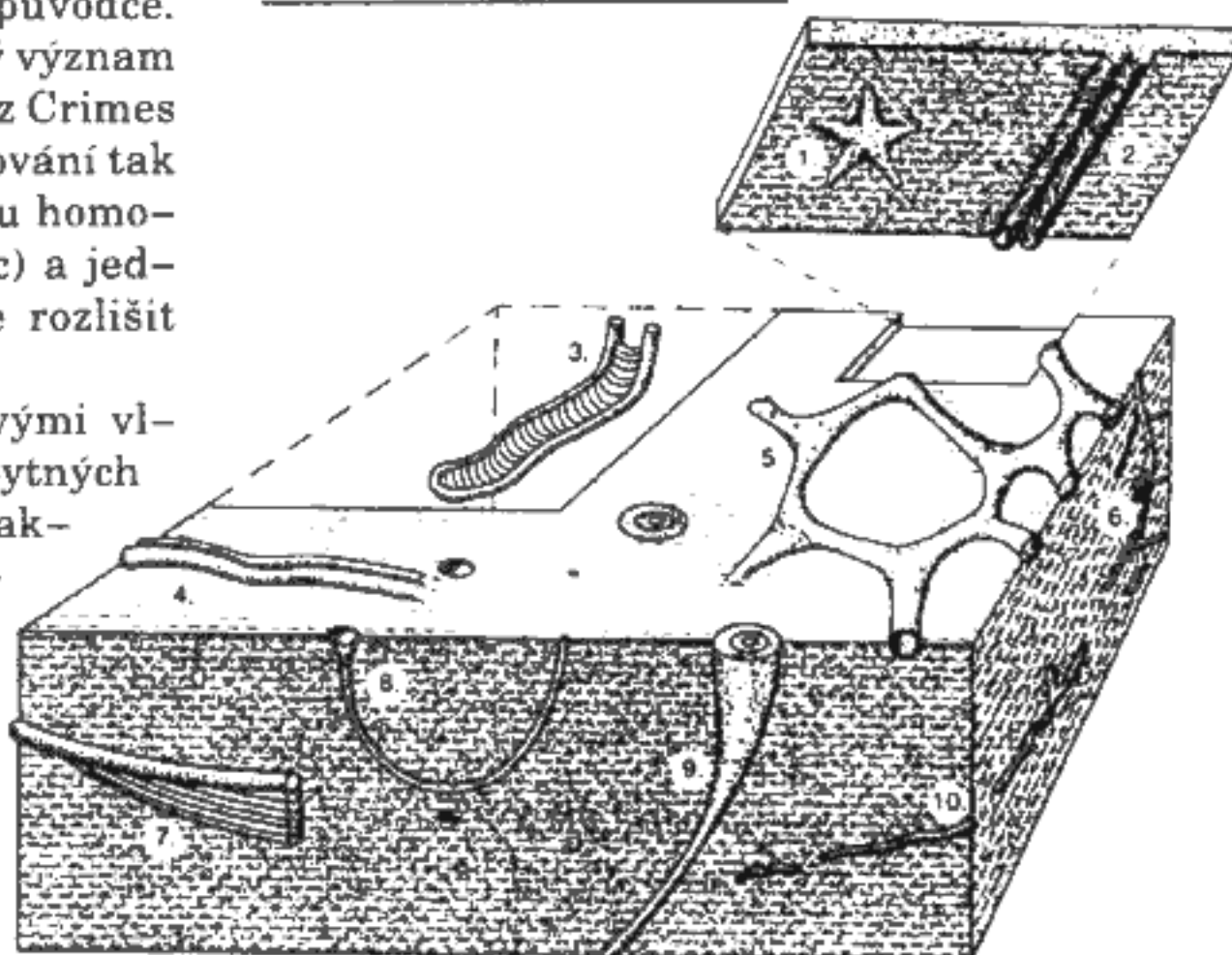
5.4.8. Zoofyková ichnofacie

Zoofyková ichnofacie je ze všech mořských rekurentních ichnofacií nejčastěji diskutována a je také nejméně jasná (Frey a Pemberton 1984). Ichnorod *Zoophycos* má extrémně široké batymetrické rozpětí, a proto bylo jeho použití jako nositele názvu pro ichnofaci s domnělým

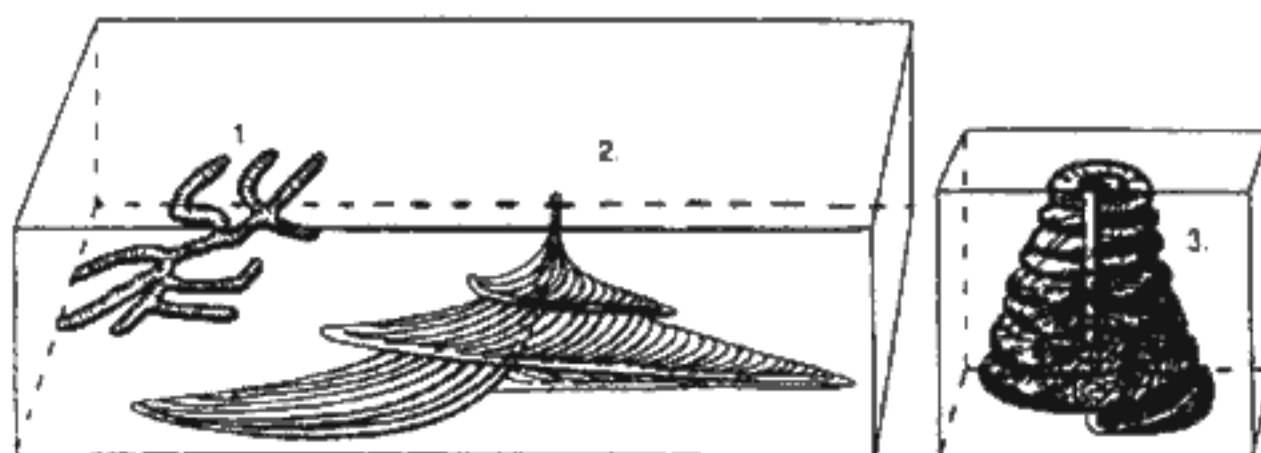
Diversita stop v kruzianové ichnofaci může být velmi vysoká. Někdy lze rozlišit uvnitř ichnofacie další dílčí zóny měnící se s hloubkou či jinými parametry prostředí (Howard a Frey 1984).

V podmínkách výjimečně nízké fyzikální energie (některé delty, písčné valy) může chybět skolitová ichnofacie. Kruzianová ichnofacie pak vybíhá až do intertidální zóny. Charakter ichnospolečenstva může být podobný jako v subtidálních prostředích, pravděpodobný je však výskyt některých specializovaných organismů a projevů jejich chování. Navíc je pravděpodobné, že budou chybět některé subtidální organismy nesnášející subaerickou expozici, kolísání teploty a salinity apod. (Purdy 1964); rozdíly budou patrné i ve fyzikálních sedimentárních texturách. V případě, že substrátem intertidální varianty kruzianové ichnofacie jsou kohezivní jíly, může se vyvinout i přechodná kruzianová–glossifungitová ichnofacie (Frey a Pemberton 1984).

Obr. 16. Společenstvo ichnofosilií charakteristických pro kruzianovou ichnofaci. 1. *Asteriacites*; 2. *Cruziana*; 3. *Rhizocorallium*; 4. *Aulichnites*; 5. *Thalassinoides*; 6. *Chondrites*; 7. *Teichichnus*; 8. *Arenicolites*; 9. *Rosselia*; 10. *Planolites*. Podle Freye a Pembertona (1984).



batymetrickým významem dlouho sporné. Jak už bylo zdůrazněno v kap. 5.3., nemohou rekurentní ichnofacie sloužit jako hloubkoměr a úvahy o ichnospolečenstvech se zpravidla týkají specifitějších lokálních faktorů. Z těchto hledisek lze výskytům zoofykové ichnofacie přisoudit



Obr. 17. Asociace ichnofosilií charakteristická pro zoofykovou ichnofacii. 1. *Phycosiphon*; 2. *Zoophycos*; 3. *Spirophyton*. Podle Freye a Pemberton (1984).

význam pro poznání prostředí vzniku, i když tento význam není tak jednotný a jednoznačný jako např. u nereitové ichnofacie. Otázkou zůstává, zda všechny výskyty zoofykové ichnofacie v dnešním smyslu slova tvoří jediný model, nebo zda mohou být ještě dále rozděleny (Frey a Pemberton 1984).

Na schematizovaných batymetrických vyobrazeních je zoofyková ichnofacie obvykle umístěna mezi kruzianovou a nereitovou ichnofacií v prostoru kontinentálního svahu (obr. 8).

Seilacher (1963, 1964) umísťoval zoofykovou ichnofacii do flyšově-molasových oblastí pod hranici vlnění, do prostoru bez turbiditních proudů, s širokou škálou možných substrátů. Takovéto oblasti, jsou-li navíc bez vlivu trakčních proudů, představují prostředí s extrémně nízkou fyzikální energií. Z těchto prostředí jsou ichnospolečenstva s převahou ichnorodu *Zoophycos* dobře známa (např. Chamberlain a Clark 1973).

Postupně se prosadil názor, že jedním z hlavních faktorů ovlivňujících prostředí v zoofykové ichnofacii je snížená hladina kyslíku (Seilacher 1978, Frey a Seilacher 1980). Redukční podmínky jsou na kontinentálních svazích často vyvinuty (což by ospravedlňovalo vžité umísťování zoofykové ichnofacie do batymetrických schémat), ještě častěji jsou však podobné podmínky známy z mělčích vod, z usazenin epikontinentálních moří (Frey a Pemberton 1984).

Vzhledem k uvedené charakteristice zoofykové ichnofacie a k velké hojnosti ichnorodu *Zoophycos* v různých sedimentech lze konstatovat, že původce stopy byl ekologicky velmi adaptabilní. Šířka adaptace se týká nejen hloubkových poměrů, ale také typů substrátu, zdrojů potravy a obsahu kyslíku. *Zoophycos* se proto může vyskytovat i v kruzianové a nereitové ichnofacii (Frey 1970, Frey a Pemberton 1984 aj.). Nejvýznamnější charakteristikou ichnorodu *Zoophycos* se tedy zdá být jeho tolerance vůči vlivům prostředí. Za ekologicky nepříznivých podmínek pro většinu benthických organismů

mohl proto zoofykový původce ve společenstvu výrazně převládnout. Označení zoofykové ichnofacie se tedy zdá být oprávněné, jde-li o geologický záznam prostředí s nepříznivými podmínkami pro rozvoj diversifikovaných benthických společenstev (Frey a Pemberton 1984).

Naopak, čím méně nepříznivé podmínky pro rozvoj diversifikovaných benthických společenstev na daném místě jsou, tím obtížnější je zoofykovou ichnofacii odlišit. Jsou-li např. kontinentální svahy vystaveny vlivu trakčních proudů (a tím okysličovány), nebývá zoofyková ichnofacie v přechodu mezi kruzianovou a nereitovou ichnofacií vůbec patrná (Frey a Pemberton 1984).

Typické výskyty zoofykové ichnofacie obsahují kromě vůdčího ichnorodu jen několik dalších stop. Velmi hojný bývá *Chondrites*, v prostředí pelitické sedimentace může být převládající složkou společenstva *Phycosiphon* (např. Frey a Pemberton 1984; viz obr. 17).

Mělkovodní výskyty "čisté" zoofykové ichnofacie jsou vázány na prostředí s omezeným prouděním vod v příbřežních podmínkách v epikontinentálních mořích nebo v pánvích omezených elevacemi. Příklad z karbonu USA uvádějí Osgood a Szmuc (1972).

Existuje celá řada dalších faktorů, komplikujících porozumění zoofykovým ichnofaciím. Řadu z nich uvádějí a diskutují Frey a Pemberton (1984). Jedná se např. o nedostatečné taxonomické zpracování ichnorodu *Zoophycos*, o nedokonalé funkční vysvětlení zoofykových stop a o migraci zoofykového původce do větších hloubek v geologickém čase. K funkčnímu poznání ichnorodu přispěla práce Chlupáče (1990), migraci zoofykového původce do hloubky v geologickém čase detailně dokumentuje práce Bottjera, Droserové a Jablonského (1988). Ukazuje se, že významným faktorem pro výskyt ichnorodu *Zoophycos* mohla být i soudržnost substrátu – původce nejčastěji zaujímal svoji pozici později, až po částečném odvodnění sedimentu (Frey a Pemberton 1984, Kotage 1989, Chlupáč 1990).

5.4.9. Nereitová ichnofacie

Batymetrický význam nereitové ichnofacie je v mnoha ohledech méně pochybný, než význam ostatních ichnofacií. Řada stop jinak typických pro mělké vody se občas vyskytne v hlubokomořských usazeninách; opačný příklad však (s výjimkou mělkovodních výskytů ichnorodů *Paleodictyon*, *Protopaleodictyon*, *Squamodictyon* v nejranějším paleozoiku) není obvyklý a síťovité struktury paleodictyonového typu jsou všeobecně přijímány jako důkaz nejhlubších mořských prostředí s největší vzdáleností od pobřeží (Frey a Pemberton 1984).

Pojem této ichnofacie, podobně jako pojem skolitové, kruzianové a zoofykové ichnofacie, byl stanoven na základě pozorování evropských flyšově-molasových sekvencí (Seilacher 1958, 1962, 1963). Výrazným rysem nereitové ichnofacie je zpravidla přítomnost turbiditní sedimentace; významnější pro vznik společenstva se však zdá hloubková a energetická charakteristika prostředí, protože společenstvo je známo ze vzdálených abysálních pánví bez vlivu turbiditních proudů, zatímco v dobře vyvinutých mělkovodních turbiditních sekvencích chybí (Frey a Pemberton 1984).

Většina nereitových asociací, které byly dosud zkoumány, se však vyskytuje v turbiditech, což je do značné míry podmíněno skutečností, že turbiditní sekvence je pro zachování stop velmi vhodná. Pokud jde o recentní zkoumání, byla dosud většinou zaměřena na prostředí subdukčních zón a poklesávajících pánví s turbiditní sedimentací, malá pozornost byla věnována abysálním plošinám (Frey a Pemberton 1984).

Fyzikálními sedimentárními strukturami doprovázejícími nereitovou ichnofacií jsou v turbiditních sekvencích proudové stopy, rýhování vrstevních ploch, skokové stopy, vtiskové stopy, odrazové stopy, plamínkové textury a jazykové i jiné čeriny (Frey a Pemberton 1984, aj.).

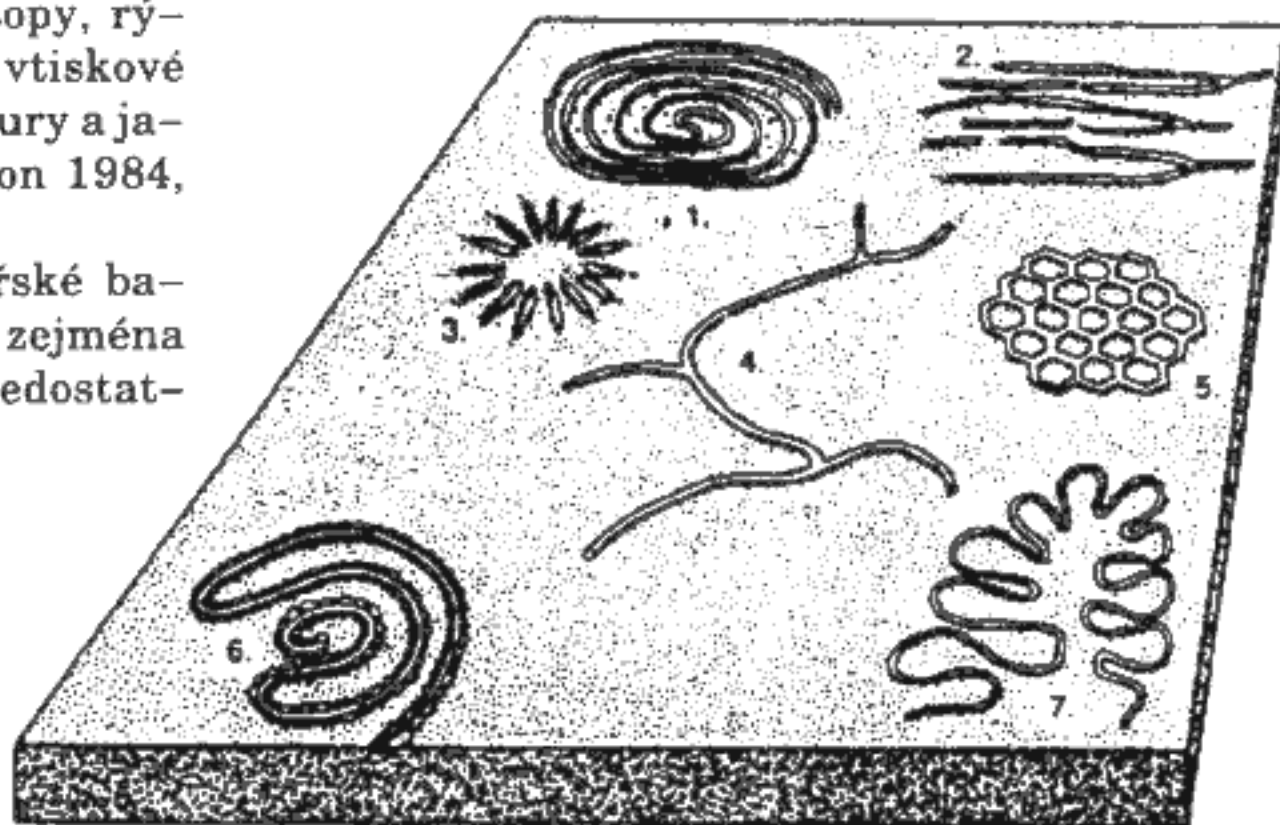
Organismy obývající hlubokomořské batyální a abysální prostředí musí čelit zejména dvěma vlivům prostředí: relativnímu nedostat-

ku potravy ve srovnání s hojnějšími zdroji v mělkovodních podmínkách a vlivu turbiditních proudů. Reakcí na posledně jmenovaný faktor je skutečnost, že společenstvo se diferencovalo ve dvě složky: předturbiditní a poturbiditní asociaci (Seilacher 1962).

Předturbiditní organismy tvoří stabilní společenstvo adaptované klidným podmínkám. V tomto společenstvu převládají organismy, které kolonizovaly mořské hloubky jako první, během staršího paleozoika. Naproti tomu postturbiditní organismy reprezentují přizpůsobivější, méně stabilní společenstvo, ve kterém mají rozhodující podíl pozdější "přistěhovalci" z mělkých vod (Frey a Seilacher 1980). Předturbiditní společenstvo bývá zničeno drastickou erozí a turbulencí a po zastavení turbiditního proudu je vystřídáno postturbiditní asociací. Po návratu k normálním nízkoenergetickým podmínkám nastupuje postupně znovu předturbiditní asociace.

Bylo by tedy možné (a správnější) dělit nereitovou ichnofacií na dvě rekurentní ichnofacie – předturbiditní a poturbiditní. Situace je totiž v podstatě analogická např. střídání skolitové a kruzianové ichnofacie v bouřkových sedimentech (Frey a Pemberton 1984). Z praktických důvodů se však používá jednotného označení pro obě asociace.

Občas je přítomen ještě třetí typ ichnospolečenstva vázaný na nereitovou ichnofacií: synsedimentární turbiditní únikové struktury, vytvořené těmi organismy, které nebyly turbiditním proudem zničeny a unikly skrz vrstvu epizodického sedimentu (Seilacher 1962).



Obr. 18. Společenstvo ichnofosilií charakteristické pro nereitovou ichnofacií. 1. *Spirorhaphe*; 2. *Urohelminthoidea*; 3. *Lorenzina*; 4. *Megagraption*; 5. *Paleodictyon*; 6. *Nereites*; 7. *Cosmorhaphe*. Podle Freye a Pembertona (1984).

5.6. Teplota a salinita

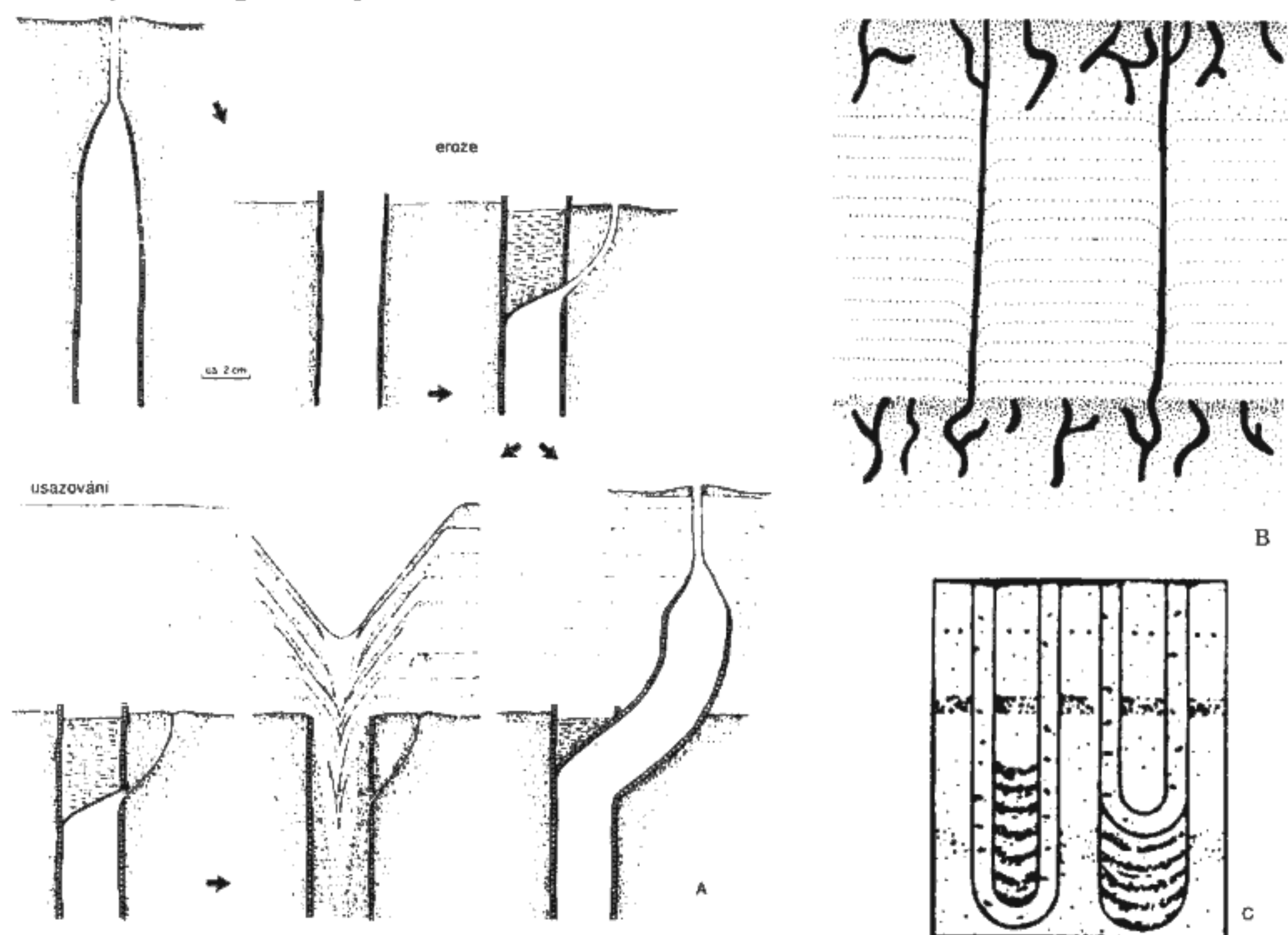
Ze zařazení ichnospolečenstva k některé z rekurentních ichnofacií vyplývají často i závěry pro určení výše zmíněných faktorů prostředí. Tak např. hluboká vertikální doupata v pobřežních sedimentech skolitové ichnofacie poukazují na výkyvy teploty a salinity. V hlub-

ším prostředí (např. nereitové ichnofacie) lze očekávat velmi stabilní hladinu teploty a salinity. Suchozemské stopy (např. tetrapodů) mohou být indikátorem rámcových teplotních úrovní (Colbert 1964, Frey 1971).

5.7. Charakter sedimentace

Při stejném obecném sedimentačním režimu mohou být rozdíly v četnosti stop odrazem rychlosti sedimentace (Middlemis 1960). Je-li sedimentace pomalá, mají organismy dostatek času k biogennímu přetváření sedimentu a často zanechávají hojnost vzájemně se pronikajících chodeb. Je-li sedimentace rychlá, organismy se snaží především o pohyb vzhůru přibývajícím substrátem a zbývá jim málo času k přetváření silné vrstvy sedimentu (Frey 1970b, 1971, 1975). Tyto obecné vztahy platí pouze rámcově; při jejich použití se musí brát v úvahu i jiné ekologické vlivy.

Přítomnost stop více generací dává možnost interpretovat lokální vývoj sedimentace. Např. erozi substrátu lze identifikovat pomocí zkosených a neúplných chodeb ofimorf, mezi nimi se mohou vyskytovat další, kompletní chodby, sahající nad i pod erodovaný horizont. Tyto chodby druhé generace dokazují vznik mladších stop po ukončení erozního cyklu (příklady takového využití stop udává z pleistocenních písků Georgie a Floridy a z křídových usazenin v Kansasu Frey (1970b, 1971)).



Obr. 19. Různé příklady projevů eroze a sedimentace substrátu během života původce stopy.

A – Doupata druhu *Callianassa major* (ichnorod *Ophiomorpha*) jako indikátor eroze a usazování. Podle Howarda a Freye (1975); B – schéma vzniku únikových struktur při náhlém usazení vrstvy sedimentu. Ze substrátu hustě osídleného polychétinami červy (v dolní části vyobrazení) se pouze menší část jedinců podaří dosáhnout nového povrchu dna, kde vytvoří novou populaci spolu s jedinci migrujícími z jiných oblastí. Podle Reinecka (1958). C – protrusivní a retrusivní spreiten-struktura. Protrusivní spreite (vlevo) vzniká pohybem původce stopy (v tomto případě ichnofosilie *Diplocraterion*) v substrátu dolů, retrusivní spreite (vpravo) vzniká pohybem vzhůru.

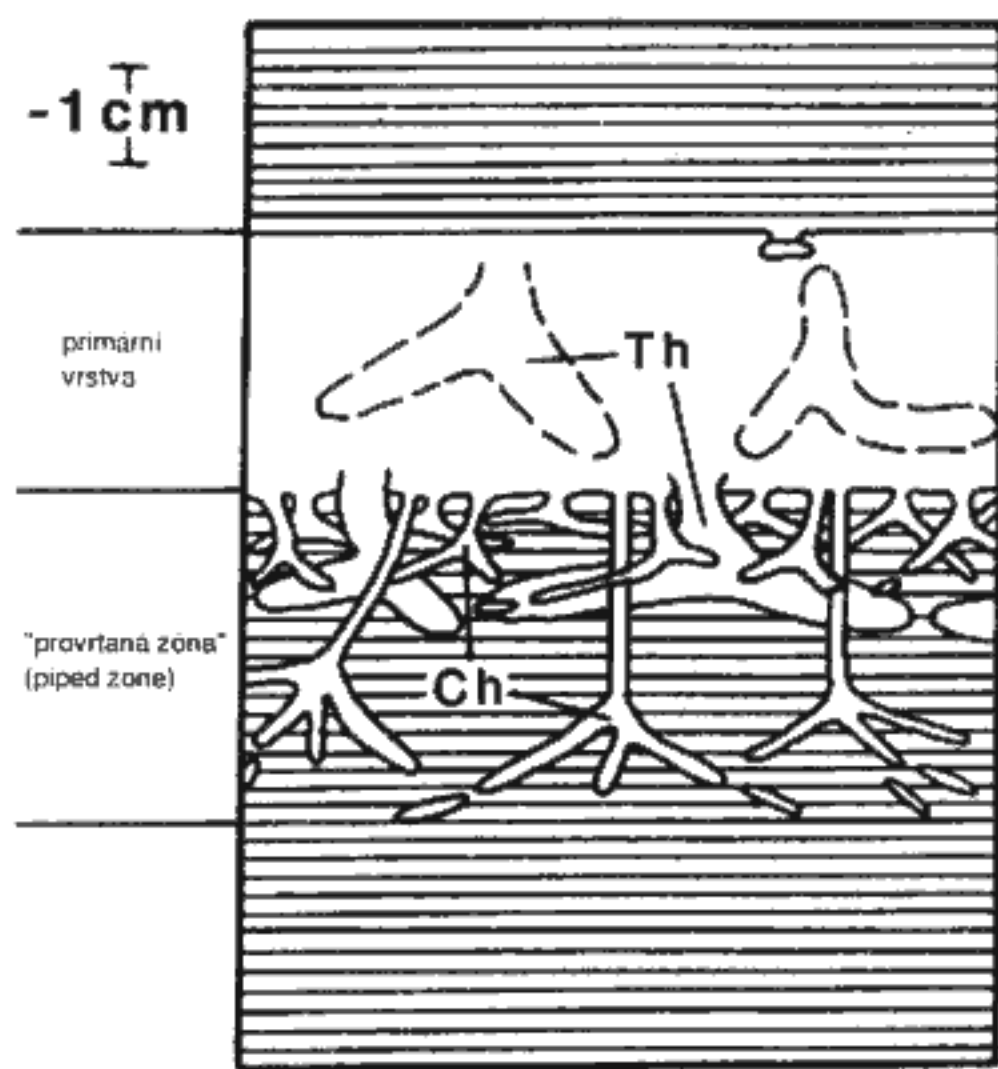
Četné druhy endobenthosu žijí v substrátu ve specifických hloubkách a stopy takovýchto živočichů jsou citlivými indikátory přibývání nebo ubývání substrátu, tj. sedimentace či eroze. Je-li sedimentace rychlá, ichnofosilie jsou prodlouženy ve vertikálním směru nebo dochází k jejich posunu sedimentem vzhůru za vzniku charakteristické laminované struktury – "spreite". Je-li sedimentace klidná, morfologie stop se nemění. Dochází-li k erozi, ichnofosilie se prodlužují nebo posunují směrem dolů opět za vzniku "spreiten-struktury". Posunem stopy v sedimentu vzhůru dochází ke vzniku protrusivní spreiten-struktury, posunem dolů vzniká retrusivní spreite (obr. 19).

Fosilní stopy mohou být užitečnými indikátory sedimentace a eroze ještě jiným způsobem. Tam, kde byla celá vrstva sedimentů odstraněna erozí, výplň chodbiček v podloží erodovaného intervalu může být jediným dokladem existence erodovaného sedimentu. Příkladem jsou pískem vyplněné chodbičky v jinak monotónní břidličnaté sekvenci, popsané Simpsonem (1957). Existují i příklady, kde jsou stopy jediným důkazem krátkodobé mořské transgrese. Kennedey a Sellwood (1970) popsali nálezy marinního ichnorodu *Ophiomorpha* v kontinentál-

ních sedimentech. Stopy se vytvořily pod diskordancí během mořské ingrese v nezpevněných kontinentálních sedimentech. Následující eroze odstranila mořské sedimenty a posléze pokračovala kontinentální sedimentace. Nálezy ichnorodu *Ophiomorpha* vytvořené v prokazatelně nemořském prostředí nejsou zatím známy.

Někteří recentní mnohoštětinatí červi využívají velkého množství detritických částic při stavbě svých doupat. Červi používají dostupný hrubý detrit a záznam v horninách pak podává obraz o některých druzích sedimentovaného materiálu, který byl v pohybu během stavby stop. Vybírání materiálu se může řídit granulometrií úlomků a nikoliv druhem materiálu. Např. jedinci druhu *Diopatra cupraea* z jihovýchodního atlantického pobřeží Georgie používají úlomků škeblí, ale v malých pobřežních zálivech u slaných bažin používá tentýž druh většinou stvolů a jiných úlomků z rostlinstva na močálech. Rozpad takovýchto doupat může vést v lokálním měřítku k nahromadění speciálních sedimentů (Frey 1971). Původce ichnorodu *Zoophycos* transportoval hrubší organické úlomky z okolí ústí stopy do značné hloubky uvnitř substrátu (Kotage 1989, Chlupáč 1990).

5.8. Prokysličení vody a sedimentů



Obr. 20. Jedna z možných podob bioturbace při krátkodobém okysličení anoxické pánve. "Piped zone" vzniká provrtáním původně nebioturbovaného sedimentu shora. Th = *Thalassinoides*; Ch = *Chondrites*. Podle Savrda a Bottjera (1989).

Ichnospolečenstva vzniklá v prostředí se sníženým obsahem kyslíku ve vodě a v sedimentu jsou aktuální problematikou (např. Savrda a Bottjer 1989). Černé břidlice a podobné sedimenty obsahují často specifická, málo diversifikovaná společenstva stop, jejichž původci dokázali odolat ekologicky "stísněným" podmínkám; nejčastějšími příklady jsou ichnorody *Chondrites* a *Zoophycos*.

Ve zcela euxinických podmínkách se nevyskytují žádné ichnofosilie (Seilacher 1964). Přesto např. i černé graptolitové břidlice mohou obsahovat velmi hojné stopy; jde však o případy, kdy byl sediment "navrtán" druhotně, shora, během krátkodobého okysličení vody v pánvi (např. Mikuláš 1992c). Tyto druhotně bioturbované polohy označují Savrda a Bottjer (1989) termínem "piped-zones" (obr. 20).

Obsah kyslíku ve vodě uvnitř substrátu (interstitial water) je v případech černých bahen výrazně nižší než obsah kyslíku ve vodě při dně (bottom water). Benthické organismy obývající tato dna udržují neustálý kontakt s povrchem substrátu. Kromě fyziologického uzpůsobení se organismy chrání před difuzí H_2S

nepropustnými výztužemi stěn.

Činnost domicií (původců trvalých obydlí) asi sama o sobě nestačí k přetvoření sedimentu tak, aby došlo k jeho prokysličení. Významnější je role mobilního benthosu, který přetváří sediment daleko aktivněji. Tanaka (1961) uvádí, že v 1 m³ substrátu může být řádo-

5.9. Charakter substrátu

Empiricky lze zjistit vliv granulometrie substrátu na výskyt ichnofosilií. Některé organismy jsou omezeny fyzickou neschopností zvládnout manipulaci s klastickými zrny určitých velikostí, u jiných stop není žádný vztah ke granulometrické charakteristice sedimentu. Např. Frey a Howard (1970) uvádějí výskyt stop shodné morfologie v křemitých píscích a v kokolitovém mikritu z křídý USA.

Mnozí živočichové kolonizují nestabilní substráty, ve kterých budují vyztužená doupat nebo chodbičky. Pokud jsou tyto struktury početné, zvyšují stabilitu hostitelského substrátu a umožňují tím přístup dalším organismům (Fager 1964). Naopak může silná bioturbace vytvořit nestabilní substráty, které omezují uplatnění dalších benthických organismů (Rhoads a

Young 1970).

Stabilita či nestabilita substrátu se může lokálně projevit v morfologii stop, v jejich orientaci nebo způsobu zachování. Kallianassidní stopy v nesoudržných sedimentech jsou obvykle jednodušší než v substrátech soudržných. Nedostatek povrchových stop (exichnií) může být důkazem měkkého povrchu sedimentu. Celá škála mělkovodních ichnofacií se liší prakticky jen charakterem substrátu (skolitová, glossifungitová, teredolitová, trypanitová) a z něho vyplývající přítomností či nepřítomností specifických původců stop (viz kap. 5.4.).

Činnost producentů stop může svým chemickým působením ovlivňovat rychlost diagenetických procesů (Frey 1971).

6. Zachování fosilních stop

Povrchové stopy (exichnia) bývají hůře zachované než stopy podpovrchové (endichnia), protože jsou více vystaveny vlivům vlnění a proudění. V tidální zóně jsou povrchové stopy ničeny přílivem a odlivem. Stopy tak mohou být vlivem dynamiky prostředí zcela vymazány z fosilního záznamu.

Nespornou výhodou fosilních stop je, že jsou obvykle zachovány in situ, tedy v mnohem těsnějším vztahu k bezprostřednímu okolí, než je tomu u většiny pravých fosilií. Výjimkou jsou např. fosilní doupat, která mohou být (vzhledem ke zpevnění stěn) vypreparována ze staršího substrátu a přemístěna do jiných sedimentů. Obvykle je však možno tyto přemístěné struktury správně interpretovat. Tento jev redepozice fosilních stop byl pozorován u ofiomorf z křídý Utahu, u rhizokorallií z německého liasu (Frey 1971). Komplikovanější interpretaci vyžaduje již několikrát zmíněná situace, kdy byl sediment "provrtán" shora a kdy došlo v období mezi vznikem substrátu a vznikem stop k podstatným změnám prostředí. Na způsob zachování stop působí též fyzikálně-chemické vli-

vy okolního prostředí (sedimentů a vody) a biochemické působení vlastního producenta stopy. Mnohé stopy jsou povlečeny různými organickými výměškami. Může to být řídké bahno s organickým slizem, které používají gastropodi a mnohoštětinatí červi, aby se mohli lépe pohybovat na povrchu substrátu. Stěny trubicovitých stop mohou být vyztuženy mukoidní hmotou, např. u červů rodu *Clymenella*, nebo je vytvářen konsistentní chitinofosfatický povlak známý z doupat červů rodu *Chaetopterus* a sasanky *Ceriantheopsis*. Takovýto povlak, zejména je-li tužší konzistence, příznivě ovlivňuje zachování stopy zvýšením její mechanické a někdy i chemické odolnosti. Popsané povlaky se u fosilního materiálu projevují jako texturní diskontinuity mezi stěnami chodbiček, jejich výplní a okolním sedimentárním prostředím. Silnější povlaky se mohou projevit jako tzv. "halo", vznikající chemickou změnou a infiltrací do horninového materiálu. Tyto jevy jsou dobře známy např. u doupat arenikolitů z moravskoslezského kulmu (Pek 1986 aj.). Stěny chodbiček (zejména u stop po prozírání sedimentu) bývají povlečeny